©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Krummholz-Studien

Von

Privatdozent Professor i. R. Dr. Ludwig Lämmermayr, Graz

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Februar 1939)

I. Definition des Begriffes Krummholz-Habitus.

Mit Vierhapper (Zirbe und Bergkiefer in unseren Alpen, Zeitschr. d. D. u. Ö. AV. 1915/16, S.-A., p. 5) sehe ich das Wesentlichste des Kummholzhabitus darin, daß es sich dabei um eine Wuchsform von Holzgewächsen handelt, bei welcher ein aufrechter Hauptstamm entweder gar nicht oder kaum zur Entwicklung gelangt, die Pflanze vielmehr vom Grunde aus oder in geringer Höhe über dem Boden sich in mehrere, ihm fast oder ganz anliegende Äste (Achsen) teilt, die (ebenso wie die Enden der von ihnen ausgehenden Verzweigungen) schließlich im Bogen sich aufwärts krümmen (Typus der mehrstämmigen Legföhre), — oder, daß der Hauptstamm selbst gleich oberhalb des Bodens mehr oder weniger zur Erde niedergedrückt ist und mit seinem oberen Ende sich bogig aufrichtet (Typus der einstämmigen Legföhre). In einem Falle sehen wir ein Holzgewächs, das sonst in Baumform auftritt, zur Krummholzform übergehen (aufrechte Bergkiefer — Legföhre), in einem anderen nimmt ein Strauch Krummholzcharakter an (Grünerle in höheren Lagen), in einem dritten Falle ist ein mehr oder weniger ausgeprägter Krummholzhabitus schon an und für sich gewissen Halbsträuchern (wie etwa unseren *Rhododendren* oder *Calluna*) eigen. Baumform sowohl als Strauchform sind mit der jeweiligen Krummholzform oft durch mancherlei gleitende Übergänge verbunden, wofür — die Bergkiefer betreffend — die Tafel V in Schroeter's Pflanzenleben der Alpen anschauliche Beispiele liefert. Daß Krummholzhabitus in obigem Sinne bei Holzgewächsen verschiedenster systematischer Zugehörigkeit in weit auseinanderliegenden Gebieten der Erde zur Entwicklung kommt, unterliegt gar keinem Zweifel. Doch spielt die subjektive Auffassung dabei eine sehr große Rolle und nicht immer dürfte sich, wenn schlechtweg — ohne nähere Angaben — von „krummholzartiger" oder „legföhrenartiger" Entwicklung die Rede ist, diese tatsächlich mit unserer Begriffsformulierung decken. Aus diesem Grunde glaube ich auch von einer — ursprünglich geplanten — Aufzählung von Holzgewächsen mit Krummholzhabitus — nach systematischen Gruppen geordnet — hier absehen zu dürfen, zumal dieselbe ja doch nur eine

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sehr unvollständige sein könnte. Im übrigen wird die Beteiligung der verschiedenen systematischen Einheiten am Krummholztypus aus den folgenden Abschnitten zur Genüge hervorgehen.

II. Wo treten uns Holzgewächse in Krummholzgestalt entgegen?

Schon ein flüchtiger Überblick lehrt, daß Krummholzhabitus an Holzgewächsen einerseits an der polaren, anderseits an der alpinen Baumgrenze in Erscheinung treten kann. Was ersteren Fall betrifft, so möchte ich allerdings die bei Schimper (Pfl.-Geogr., p. 182) zu findende Angabe, daß „an der Polargrenze alle Baumarten zu Krummholz ausarten", mit einiger Reserve wiedergeben. Zum mindesten liegt hier eine viel weitere Auffassung des Begriffes „Krummholz" vor, als wir sie annehmen, und typisch legföhrenartig entwickelte sibirische Fichten, Lärchen oder Birken sind wenigstens meines Wissens bisher von der arktischen Baumgrenze nicht beschrieben worden. (Es sei denn, daß dies vielleicht für *Larix dahurica* Turczan zutrifft, die nach Neger, Die Nadelhölzer, Sammlung Göschen, 1907, p. 125, an der Polargrenze als Krummholz auftritt.) Dagegen nimmt die sibirische Zirbe (*Pinus cembra* L. subsp. *subarctia* Rikli) in Asien östlich des 120° ö. L. an ihrer Polargrenze in Gestalt der *Pinus pumila* Regel ganz und gar den Habitus unserer (mehrstämmigen) Legföhre an und ebenso läßt die Karte (Fig. 1) in Rikli (Über den Zwergwacholder, Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., 1936, Bd. 46) sehr deutlich erkennen, wie sich jenseits der Polargrenze des Verbreitungsgebietes von *Juniperus communis* in Lappland, Grönland und Nordamerika jenes des krummholzförmigen Zwergwacholders (*Juniperus nana*) anschließt. Häufiger als an der Polargrenze tritt uns Krummholzhabitus in der Hochlage, speziell an und oberhalb der Baumgrenze entgegen. Wo in den Alpen aufrechte Bergkiefer (*Pinus montana* var. *arborea* Tubeuf) und Legföhre (*P. montana* var. *prostrata* Tubeuf = *Pinus mugo* Turra) zusammen vorkommen, geht letztere stets viel höher als erstere. So steigt erstere in Graubünden bis 2187 *m*, letztere aber bis 2330 *m* an (vgl. Vierhapper, l. c., p. 33 und 43). Auch unsere Alpenzirbe (*Pinus cembra* L. subsp. *alpina* Rikli) wird, wenn auch ungleich seltener, als Baum in der Nähe ihrer oberen Verbreitungsgrenze durch die alpine Legzirbe (*Pinus cembra* L. subsp. *alpina* Rikli, *forma prostata* Lämmermayr) vertreten (vgl. Lämmermayr, Neue Beobachtungen und Untersuchungen an den Legzirben des Zirbitzkogels, Ö. B. Z. 1933, p. 197—206), analog wie auch in Asien vielerorts an der Baumgrenze die sibirische Baumzirbe von der sibirischen Legzirbe abgelöst wird. Es erscheint mir gerade bei diesem Anlasse nicht unangebracht, auf eine Stelle bzw. Abbildung in Schimper-Faber (Pfl.-Geogr. II, p. 1420, Fig. 561), nach welcher in Japan (Mittelhondo) auf dem Kamme des Sarigebirges, 3179 *m*, sich Krummholzbestände von

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pinus pumilio vorfinden sollen, hinzuweisen. Ohne die Richtigkeit dieser Angabe etwa a priori bezweifeln zu wollen, möchte ich nur zu bedenken geben, daß einerseits *Pinus pumilio* aus Asien bisher völlig unbekannt war und anderseits in diesem Falle die Möglichkeit einer Verwechslung gegeben erscheint, und zwar entweder mit *Pinus pumila*, die nach der Karte von Hultén (Pflanzenareale, I, 2, 1926, Karte 20) auch in Mittelhondo noch vorkommt, oder auch mit *Pinus parviflora* Sieb et Zucc., welche nach Schimper-Faber (II, p. 1418) in den japanischen Gebirgen als Krummholz auftritt. Speziell Bestände der *Pinus pumila* dürften habituell aus nicht einmal gar so großer Entfernung von Beständen der Legföhre kaum zu unterscheiden sein, sowie ja auch unsere alpine Legzirbe mehr als einmal mit Legföhren verwechselt worden ist! Daß *Juniperus communis* in unseren Alpen mit zunehmender Seehöhe allmählich in *J. nana* (dieser, nach Schroeter typisch ab 1700 *m*) übergeht, bedarf keiner weiteren Erörterung. *Larix leptolepis* Gordon verkrüppelt nach Schimper-Faber (l. c., II, p. 1419) auf den japanischen Hochgebirgen an ihrer oberen Grenze und drückt sich dann dicht dem Boden an. Typisch legföhrenartig entwickelte Exemplare unserer *Larix decidua* sind von der Baumgrenze bis jetzt allerdings noch nicht bekanntgeworden. Doch hat vielleicht Aichinger (Vegetation der Karawanken, 1933, p. 195) nicht so Unrecht, wenn er meint, daß auch sie (ebenso wie Buche oder Fichte) z. B. am Fuße von Schutthalden Legföhrengestalt annehmen müsse, wenn sie am Leben bleiben wolle! Ich selbst habe 1938 am Schöckel bei Graz (1370 *m*, nordseitig) eine putierte Lärche angetroffen, deren untere Seitenäste entschieden die Tendenz zu legföhrenartiger Entwicklung aufwiesen. Von *Abies alba* und *Picea excelsa* sowie von *Pinus silvestris* liegen im allgemeinen keine Angaben darüber vor, daß sie dort, wo sie die Baumgrenze bilden, dann zur Krummholzform übergegangen wären. Als interessanten Einzelfall erwähne ich jedoch, daß Novak (Preslia IV, 1926, p. 53) aus Serbien eine Krummholzform von *Pinus silvestris* mit den Worten beschreibt: „Pinus silvestris var. decumbens. Frutex ramis primum decumbentibus, dein adscendentibus ... Habitu Pini pumilionis admonet, solo serpentinico, 1540—1560 *m*, supra vicum Mokra Gora, ad cacumen montis Zboriste." In einem Ausschnitte aus einem Kosmoshefte (Jahrgang leider nicht ersichtlich) fand ich einen Artikel von K. Ribbeck (Eiben in Deutschland), in dem p. 382 aus dem Eibenbestande von Paterzell bei Wessobrunn, in geringer Seehöhe, ausdrücklich ein Exemplar erwähnt wird, dessen Zweige sich dem Gestein eines losgelösten Nagelfluhblockes wie Berglatschen anschmiegten, was um so bemerkenswerter ist, als ein derartiges Verhalten an der Höhengrenze dieser Art (*Taxus baccata* geht in den Alpen bis zirka 1200 *m*) bisher nicht beobachtet worden ist. Wo *Fagus silvatica* bis zur Wald- bzw. Baumgrenze ansteigt, wie in den Alpen, Karpathen, Vogesen, im Balkan, Apennin und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kaukasus, bilden wiederum die „Legbuchen" oberhalb der baumförmigen Exemplare einen schützenden Gürtel *(Fagetofruticetum)*, vgl. diesbezüglich Vierhapper (Die Rotbuchenwälder Österreichs in Rübel, Die Buchenwälder Europas, Geobot. Inst. Zürich, 1932, H. 8, p. 43) sowie Gams (Kurze Übersicht über die Pflanzendecke von Lunz, Die Natur, 1929, H. 4, p. 75) und Braun-Blanquet (Pflanzensoziologie, p. 31) u. a. Die als häufige Begleiter des Legbuchengestrüpps (und ebenso des Grünerlengebüsches und der Legföhrenbüsche) auftretende *Sorbus aucuparia* sowie *Acer Pseudoplatanus* ändern zwar innerhalb derselben (weil hier lokalklimatisch begünstigt) ihre aufrechte Wuchsform nicht. Ob sie aber unter anderen Verhältnissen in der Hochlage nicht doch auch einer legföhrenartigen Entwicklung fähig, scheint mir näherer Untersuchungen wert zu sein! *Alnus viridis*, die, wie ich gezeigt habe, am Alpenostrande auch in stattlichen, baumförmigen Exemplaren auftreten kann, erscheint ober der Wald- bzw. Baumgrenze nur mehr als Strauch (Laublatsche), und zwar von ausgesprochenem Krummholzhabitus, was für strauchförmige Individuen tieferer Lagen (schon wenig unterhalb der Waldgrenze) schon nicht mehr zutrifft. *Salix grandifolia* zeigt, nach eigenen Beobachtungen (1938), schon am Schöckel in 1370—1400 *m* Seehöhe, nordseitig, wenigstens an einem Teile ihrer Äste entschieden die Tendenz zu legföhrenartiger Entwicklung. *Betula Ermani* var. *communis* tritt nach Schimper-Faber (l. c. II, p. 1420) in der Hochregion des Fusiyama krummholzförmig auf, desgleichen (l. c., II, p. 1423) *Nothofagus pumilio* und *N. antarctica* in Westpatagonien. *Quercus pruinosa* nimmt nach Schimper (Pfl.-Geogr., p. 765) in der Gipfelregion der javanischen und neuseeländischen Hochgebirge Krummholzgestalt an. Selbst von Myrtaceen, Rosaceen, Araliaceen sind aus der Hochlage Krummholzformen bekannt, vgl. Ernst (Flora und Vegetation der Kraterebenen nicht mehr tätiger Vulkane auf Java und Sumatra, in Karsten-Schenck, Veget. Bilder, Jena 1904, Reihe VII, H. 1/2, Tafel 1—3) und sogar eine Komposite *(Anaphalis javanica)* erscheint, nach Schimper (Pfl.-Geogr. p. 763) in der Gipfelregion javanischer Gebirge in Krummholzgestalt. Einen Übergang von der aufrechten Baum- oder Strauchform zur Krummholzform können wir aber auch noch unter anderen Verhältnissen beobachten. So erhebt sich, wie betont wird, die Bergkiefer im mehr ozeanischen Klima der Pyrenäen und Westalpen zum Baum und sinkt im mehr kontinentalen Klima der Ostalpen zur Legföhre herab. Ähnlich verhält sich der Wacholder, der nach Kerner (Pflanzenleben der Donauländer, 1863, p. 63) an der Grenze von Wald und ungarischer Steppe, also mit zunehmender Kontinentalität, in einer eigenartigen Wuchsform, deren untere Äste dem Krummholz gleich am Boden aufliegen, auftritt. Auch die Angabe Gradmann's, wonach die Buche auf der schwäbischen Alp an der Grenze des Heidewaldes gegen die Heide buschförmig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wird, verdient Beachtung. Alle diese drei sind ausgesprochen ozeanisch veranlagte Arten. Anderseits erscheint die streng kontinental veranlagte sibirische Baumzirbe im äußersten Osten des asiatischen Gesamtareals, auf Kamtschatka, Sachalin, den Kurilen sowie auf den japanischen Inseln, im Bereiche gesteigerter Ozeanität, nur mehr als sibirische Legzirbe! Wieder abweichend von den bisher geschilderten Verhältnissen ist es, wenn die Baumform der Bergkiefer in den Westalpen lokal auf mageren Böden Krummholzhabitus annimmt (nicht erbliche Standortsform). Diese spezifische Substratwirkung dürfte vielleicht auch bei der von Novak beschriebenen *Pinus silvestris* var. *decumbens* auf Serpentin in Rechnung zu ziehen sein (obwohl z. B. *Pinus montana* als var. *arborea* bei Davos auf Serpentin noch ganz gut gedeiht). Ebenso erwähnt Neger (Die Nadelhölzer, 1907, p. 88) eine *Pinus silvestris forma turfosa* (Moorkiefer) vom Aussehen der Legföhre auf Mooren und Linné eine *Pinus silvestris* var. *plicata* L. (strauchig, ohne Hauptstamm, mit größten Teils dem Boden anliegenden Zweigen, Ursache unbekannt), zitiert bei E. Schenck (Eine zwergwüchsige Kiefer im Lande Sternberg, Mitt. d. d. dendrolog. Ges., 1925, p. 335/36).

III. Die ursächliche Bedingtheit des Krummholzhabitus.

Schon aus den bisherigen Ausführungen geht hervor, daß es sich dabei um ein überaus verwickeltes, bis heute noch nicht restlos geklärtes Problem handelt, bei dem von allem Anfang an äußere und innere Ursachen berücksichtigt werden müssen. Wenn Wiesner (Biologie der Pflanzen, 1889, p. 23) sagt, daß es in der Kultur möglich ist, jedes Holzgewächs — unter veränderten Bedingungen — bald als Baum, bald als Strauch zu ziehen, so dürfen wir daraus wohl schließen, daß beiderlei Anlagen eben vorhanden sind und durch entsprechende äußere Bewirkung ausgelöst werden können, gleichgültig, ob dies nun in der Kultur oder in der Natur vor sich geht. Auch die Veranlagung zu krummholzartiger Entwicklung ist meiner Meinung nach — in verschiedenem Grade — den meisten, wenn nicht allen Holzgewächsen eigen und stellt eine überaus wertvolle Reaktionsbereitschaft dar, die in gegebenem Falle in Aktion tritt. Das jeweilige Ausmaß dieser Reaktion, bzw. die mehr oder weniger vollkommene Annahme des Krummholzhabitus werden naturgemäß in hohem Grade von der Art, Intensität und Dauer der äußeren Bewirkung abhängig sein. Die scheinbaren Gegensätze, darin gelegen, daß man sich genötigt sieht, anzunehmen, daß bei Annahme des Krummholzhabitus in den einen Fällen äußere Bewirkung, in den anderen Mutation vorliegt, lassen sich vielleicht dadurch überbrücken, daß es sich auch bei Mutation (in erweitertem Sinne) um eine Veränderung handelt, bei der eine innere Anlage durch äußere Ursachen in zweckentsprechender Weise ausgelöst wird. Abgesehen von obigen, prinzipiellen Erwägungen läßt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sich die Annahme und Bedeutung der inneren Veranlagung einerseits in jenen Fällen nicht umgehen, in denen wir eine äußere Ursache beim besten Willen nicht ausfindig machen können (was natürlich nicht beweist, daß keine solche vorhanden ist), anderseits angesichts der Tatsache, daß unter mehr oder weniger gleichen äußeren Bedingungen, z. B. an der Baumgrenze, verschiedene Holzgewächse darauf verschieden, die einen mit, die anderen ohne Annahme des Krummholzhabitus reagieren. Es läßt sich gewiß nicht leugnen, daß im allgemeinen ein und dasselbe Holzgewächs — als Baum — eine anspruchsvollere Lebensform repräsentiert, denn als aufrechter Strauch, und dieser wieder als die niederliegende Krummholzform desselben. Oder, mit anderen Worten, daß eine allgemeine oder partielle Verschlechterung der Lebensbedingungen krummholzartige Entwicklung auslösen kann! Dabei muß es sich nicht gerade immer um eine extreme Ungunst von Klima und Boden handeln, es wird oft schon genügen, daß die Außenbedingungen für die betreffende Art bzw. Wuchsform derselben nicht mehr optimale sind, was ja gerade an ihren Verbreitungsgrenzen, sei es in vertikaler oder horizontaler Richtung — gegenüber dem Arealkern —, zutrifft. Wenn Rübel (Geogr. der Pflanzen, in Handwörterbuch d. Naturwiss., 1933, p. 1068) die Nadelholzgebüsche *(Aculifruticeta)*, für welche er als Beispiel u. a. die Legföhre anführt, als „anspruchslos gegen Boden und Klima" bezeichnet und an anderer Stelle (Pfl.-Ges. d. Erde, 1930, p. 183) sagt, daß diese Gebüsche „in Gebirgen, nahe der Baumgrenze und auch tiefer, wenn edaphische Ungunst dazutritt — letztere spielt überhaupt eine große Rolle —, auftreten, so hat er damit gewiß im allgemeinen recht. Nicht minder aber auch Wettstein, wenn er davor warnt, die Wuchsform der Legföhre etwa einfach als Folge ungünstiger Lebensbedingungen aufzufassen. Denn — abgesehen von der mitbestimmenden Rolle der inneren Veranlagung für den Krummholzhabitus — erstreckt sich die Anpassung der Pflanze wohl in erster Linie nach der ungünstigen Seite der Gesamtbedingungen, ohne aber die jeweils günstige Seite derselben etwa ganz unausgenützt zu lassen! Analysieren wir einmal diesbezüglich das Höhenklima, bzw. das Klima der alpinen Region! Als entschieden ungünstige Komponenten desselben sind zweifellos zu bewerten: 1. Die Abnahme der Lufttemperatur im Schatten, 2. die Verkürzung der Vegetationszeit, 3. die erhöhte Transpiration bei gleichzeitig oft erschwerter Wasserzufuhr, 4. der erhöhte Schneedruck, 5. die gesteigerte Windstärke, 6. die starke nächtliche Ausstrahlung, 7. die zunehmende Nährstoffarmut (Podsolierung des Bodens im perhumiden Alpenklima). Die unter 1., 2., 3. genannten Faktoren würden an sich die Annahme von Krummholzhabitus noch nicht erforderlich machen. Ihnen kann ein Holzgewächs auch durch bloße Reduktion der Stammhöhe oder Stammdicke, bzw. durch den Besitz nadelförmiger,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bzw. immergrüner Assimilationsorgane einigermaßen gerecht werden. (Daher stellen wohl auch Holzgewächse mit solchen Blättern an sich ein größeres Kontingent zum Krummholztypus als solche mit breitlaubigen, bzw. sommergrünen Assimilationsorganen!) Die Zunahme der Windstärke bringt zweierlei schädigende Wirkungen mit sich: Solche mechanischer und solche physiologischer Art (Austrocknung). Ob Wind in der Hochlage bei Annahme des Krummholzhabitus direkt ursächlich beteiligt ist, ist strittig. Sicher ist, daß er, besonders wenn andauernd stark und einseitig wirkend, sowohl in der Hochlage wie am Meeresstrande das teilweise Anliegen von Haupt- und Nebenachsen am Boden begünstigt. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß z. B. *Pinus pinaster* nach A. Voigt (Die Riviera, Junks Naturführer, Berlin 1914, p. 86) am Strande in legföhrenartigen Exemplaren auftritt. An sehr exponierten Stellen der Hochlage (Graten, Gipfel), wo die Kraft des Windes auch schon in Bodennähe eine bedeutende und der Schnee meist abgeblasen wird, ist der Wind — nach eigenen Beobachtungen — auf das Verhältnis der anliegenden Teile der Achsen eines Krummholzgewächses zum aufrechten Teile von bestimmendem Einflusse und läßt letzteren oft kaum 15 *cm* hoch werden, während der anliegende Teil noch über Meterlänge erreichen kann (z. B. Legföhre). Man kann daher wohl Schroeter (l. c., p. 96) beipflichten, wenn er sagt, daß der Wind in der Hochlage, höhere Wuchsformen knickend oder umbiegend, im Laufe der Jahrtausende selektiv gewirkt und nur niedrige Wuchsformen übrig gelassen hat. Noch häufiger als Wind wird die Wirkung der Schneelast (Schneedruck) für die Entstehung von Krummholzformen verantwortlich gemacht. Ob allerdings die Annahme Francé's (Die Alpen, p. 294), daß die Bergkiefer in den Westalpen und Pyrenäen deshalb, weil dort weniger Schnee fällt, sich zum Baume erhebt, berechtigt ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. Ich kann mir aber sehr gut vorstellen, daß, speziell in Lawinenzügen, gleich von Anfang an etwa die kurze, aufrechte Achse einer jungen Zirbe durch den immer sich wiederholenden Schneedruck in die Horizontale abgelenkt, bzw. zu weiterer, legföhrenartiger Entwicklung veranlaßt wird (vgl. Lämmermayr, Die Legzirbe in den Alpen, Zeitschr. d. D. u. Ö. AV., 1932, p. 56). Meistens wird allerdings angenommen (speziell von Rikli), daß eine solche Entwicklung unter dem Einflusse von Lawinen (oder auch Steinschlag) erst dann einsetze, wenn durch diese Faktoren vorerst eine ± weitgehende Beschädigung oder Zerstörung der aufrechten Hauptachse — Putierung — herbeigeführt worden sei. (In diesem Sinne spricht Rikli z. B. von der alpinen Legzirbe als von einer „Katastrophenform".) Auch Vierhapper (Die Rotbuchenwälder Österreichs, p. 4), Gams (l. c., p. 74), Grabherr (Die Umgestaltung des Krummholz- und Baumwaldgürtels am Karwendelsüdhange durch Waldbrände, Mitt. d. D. u. Ö. AV.,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1936, H. 5, p. 122) sowie Nevole (Das Hochschwabgebiet, Vorarb. z. e. pfl.-geogr. Karte Österreichs, V. Abh. d. Z. B. Ges. Wien, Bd. 4, H. 4, 1908) machen für die Entstehung der Legbuche Schneedruck (und Putierung) verantwortlich. Schroeter äußert sich dahin, daß Schnee als lastende Decke die Existenz hoher Holzgewächse in der Hochlage schwierig mache und das Herabsinken zu Zwergsträuchern begünstige. Wettstein allerdings erblickt in der Wuchsform der Legföhre nicht so sehr eine Anpassung an die Schneelast, als vielmehr eine Schutzvorrichtung gegen die austrocknende Wirkung des Windes, besonders im Frühjahre. Die starke nächtliche Ausstrahlung wirkt hemmend auf das Längenwachstum und wird speziell für das Zustandekommen des Zwergwuchses alpiner Pflanzen verantwortlich gemacht. Nach Schroeter kann übrigens niedere Lufttemperatur allein in manchen Fällen zu Richtungsänderungen von Sprossen und Anschmiegen an den Boden führen. Wenn öfter betont wird, daß mit zunehmender Seehöhe das Höhenklima sich dem kühlfeuchten ozeanischen Klima nähere — indem einerseits die Niederschläge reichlicher werden, anderseits die jährlichen Temperaturextreme sich vermindern —, so möchte ich dazu Folgendes bemerken: Dieser Umstand ist für die Annahme des Krummholzhabitus nur von untergeordneter Bedeutung, was schon daraus hervorgeht, daß an der Baumgrenze sowohl kontinental veranlagte Holzgewächse (wie Alpenzirbe, sibirische Zirbe, Grünerle) als auch ozeanisch veranlagte (wie Buche, Bergkiefer, Wacholder) Krummholzformen bilden. Überdies unterscheidet sich ja das Höhenklima vom feuchtkühlen ozeanischen Klima wesentlich durch seinen Temperaturabfall, die starken Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit und vor allem durch den Teilfaktor Licht, indem das ozeanische Klima ein Klima mit meist starker Bewölkung und geringer Insolation, das Höhenklima ein solches mit geringer Bewölkung und kräftiger Insolation darstellt, in dieser Hinsicht also dem Lichtklima der kontinentalen Steppe nahekommt! Jedenfalls erweist sich das Höhenklima — als Ganzes betrachtet — dem ozeanischen oder kontinentalen Klima tieferer Lagen gegenüber als weniger optimal. Die erwähnte Zunahme der Lichtstärke im Höhenklima (besonders der Stärke des direkten Lichtes — das diffuse nimmt ja ab!) wirkt sich teils ungünstig (Hemmung des Längenwachstums), teils günstig aus (verstärkte Assimilation, Möglichkeit erhöhten Umsatzes von Licht in Wärme durch erhöhten Lichtgenuß und damit teilweise Kompensation der verringerten Luftwärme). Daß auch in dieser Hinsicht der Krummholzhabitus sehr zweckmäßig ist, ist meines Erachtens bisher viel zu wenig gewürdigt worden. Wird doch durch den Wegfall eines aufrechten Stammteiles und den Verlauf der Achsen die assimilierende Krone eines solchen Gewächses sozusagen in einer Ebene am Boden oder doch in geringer Höhe über dem-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

selben ausgebreitet und so eine reichliche Einstrahlung des Lichtes ermöglicht und ausgenützt! An eine direkte Einflußnahme des Lichtes auf den Krummholzhabitus, bzw. auf die Richtung der Achsen (wie sie unter anderen Verhältnissen — als positiver Heliotropismus bei einseitiger Beleuchtung in Erscheinung tritt) ist freilich in der Hochlage nicht zu denken. Als ein entschieden günstiges Moment im Höhenklima ist schon frühzeitig, so von Kerner, der erhebliche Überschuß der Bodenwärme gegenüber der Luftwärme (verglichen mit tieferen Lagen) erkannt worden. Kerner erblickt gerade in der Krummholzform ein sehr geeignetes Mittel, sich dieses Plus zunutze zu machen und dadurch die Abnahme der Luftwärme wenigstens teilweise zu kompensieren. Es erscheint demnach nicht als ausgeschlossen, daß der Temperaturgegensatz: Kältere Luft — wärmerer Boden, bei der Entstehung von Krummholzformen ursächlich beteiligt sein kann. Daß anderseits die edaphische Ungunst (zunehmende Nährstoffarmut) der Hochlage beim Zustandekommen des Krummholzhabitus vielfach in Rechnung gezogen worden ist, wurde schon früher erwähnt. Es sei hier noch darauf hingewiesen, welche Rolle gerade dieser Faktor bei der Kultur der japanischen Zwergbäumchen spielt, vgl. Molisch (Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei, 1912, p. 35/36).

Die Verhältnisse an der polaren Grenze des Baumwuchses sind in ihrer Gesamtheit vielleicht noch ungünstiger als an der alpinen Baumgrenze, da bei ihnen Momente, die sich dort noch teilweise günstig auswirken, in Wegfall kommen, indem hier die Intensität des direkten Lichtes sich nicht steigert, sondern abnimmt und der Boden kalt bleibt. Wenn Holzgewächse kontinentaler bzw. ozeanischer Veranlagung bei ihrem Vorstoße in horizontaler Richtung an der Grenze ihres jeweiligen Klimagebietes mit Annahme des Krummholzhabitus reagieren, so können dafür neben den für sie dort weniger optimalen klimatischen Verhältnissen fallweise vielleicht auch örtlich ungünstige edaphische Bedingungen verantwortlich gemacht werden. Ähnlich, wie speziell in der Hochlage Schädigungen durch Lawinen oder Steinschlag, Verbiß durch Wild oder Weidevieh, Viehtritt, Eingriffe durch den Menschen (Abholzung an Steilhängen und in anderen, gefährdeten Lagen) durch die damit verbundene Putierung Voraussetzungen für krummholzartige Entwicklung schaffen können, ist, wenn auch in vermindertem Maße, eine derartige Bewirkung wohl auch, unabhängig vom Höhenklima, in tieferen Lagen möglich. Gerade der Umstand, daß — nach vorausgehender Putierung — so häufig eine legföhrenartige Weiterentwicklung der Seitenachsen einsetzt, zeigt, in wie hohem Maße innere Veranlagungen (Korrelationsverhältnisse) dabei beteiligt sind. So erscheint uns der Krummholzhabitus wohl als die Resultierende aus dem Zusammenwirken von innerer Anlage und äußerer Bewirkung und wenn es auch manchmal gelingen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mag, dabei die spezielle Wirkung eines Teilfaktors näher herauszuschälen, so darf doch nie vergessen werden, daß dieser Faktor stets von anderen begleitet und in seiner Wirkung durch sie modifiziert, verstärkt oder geschwächt wird.

•

IV. Das Alter des Krummholz-Habitus.

Stellen wir die Frage: An welchen Holzgewächsen und zu welcher Zeit ist der Krummholzhabitus erstmalig und dann späterhin wohl aufgetreten? Der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches gemäß wohl fraglos, sei es im Wege der Mutation oder der direkten äußeren Bewirkung, zuerst bei den Nadelhölzern. Änderungen der Umweltbedingungen nach der ungünstigen oder weniger optimalen Seite für eine bestimmte Art haben sich zweifellos in den verschiedensten, geologischen Abschnitten ergeben können, wenn auch nicht zu bestreiten ist, daß gewisse erdgeschichtliche Ereignisse die Bildung von Krummholzformen besonders förderten oder beschleunigten. Ich denke dabei in erster Linie an Ereignisse, wie die Entstehung und fortschreitende Hebung der großen Faltengebirge der Erde, welche die Pflanzen unter wesentlich geänderte Bedingungen brachte, an die einschneidenden klimatischen Änderungen gegen Ende des Tertiärs und in der Eiszeit! Aber auch in anderer Art können sich lokal ungünstige Verhältnisse in den verschiedensten Zeiten herausgebildet haben, wie etwa im Gefolge des Vulkanismus (Auftreten von SO_2 oder H_2S!), weitgehende Einsalzung im ariden, Auslaugung im humiden Klimagebiete usw. Uns interessiert hier vor allem der konkrete Fall bzw. die Frage, wann und an welcher Art in unseren Alpen zuerst Krummholzhabitus sich eingestellt hat? Wir begeben uns dabei allerdings auf ein sehr problematisches Gebiet, da das paläontologische Tatsachenmaterial ein sehr unzulängliches ist. Viele Forscher, so z. B. Hayek (Pfl.-Geogr. von Steiermark, 1923, p. 135—138) nehmen bekanntlich an, daß im Tertiär in den Alpen oberhalb der Laubwaldstufe eine Nadelwaldstufe fehlte, da fossil weder die Bergkiefer und Fichte noch die Lärche oder Zirbe für diese Zeit dort nachgewiesen seien. Engler läßt die Frage, ob sich damals zwischen die Stufe der sommergrünen Laubhölzer und die baumlose Stufe wie heute ein Nadelholzgürtel einschob, unbeantwortet. [Zitiert in Vierhapper (Die Pflanzendecke Niederösterreichs in: Heimatkunde von Niederösterreich, Verlag Haase, H. 4, II., p. 52/53).] Letzterer Autor meint dazu, daß, wenn ein solcher existierte, er jedenfalls aus anderen Arten wie heute bestanden habe. Gams (Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen, in Rübel, Ergebn. d. int. Pfl.-Geogr. Exk. i. d. Tschechoslowakei u. Polen, 1928, Veröff. d. geobot. Inst. Rübel, Zürich, H. 6, SA., p. 4) zitiert Litwinow, nach dem die Föhre im Tertiär ein vorzugsweise auf Felsböden wachsender Gebirgsbaum war.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gayer (Die Alpensträucher in ihrer Beziehung zur klimatischen Waldgrenze, Mitt. d. deutsch. dendrolog. Ges., Nr. 43, 1931, SA., p. 320 u. 322) kommt zu dem Schlusse, daß der immergrüne tertiäre Alpenwald ein ähnliches Aussehen hatte wie die von *Pinus sinensis* gebildeten Wälder Yünnans, nur daß statt dieser Kiefer eben die Bergföhre auftrat und daß durch die Eiszeit dann die höheren, aus der Schneedecke herausragenden Bäume und Sträucher mit Ausnahme der in den Ostalpen ohnehin wahrscheinlich nur in Strauchform vorhandenen Legföhre zugrunde gingen. Noch klarer wird sein Standpunkt, wenn er betont, daß schon im Tertiär eine klimatische Verschiedenheit zwischen West- und Ostalpen bestand und die zwei Hauptformen der Bergkiefer eben als ein Ausdruck dieser verschiedenen klimatischen Verhältnisse im Spättertiär angesehen werden können. Auch Scharfetter (Die Gliederung der Vegetation in den Ostalpen, Ber. d. Schweizer bot. Ges., 1936, Bd. 46, SA., p. 63) schließt neuestens die Möglichkeit des Vorhandenseins der Legföhre schon während der Eiszeiten nicht aus. Es wäre also immerhin denkbar, daß schon im Tertiär stellenweise die Bergkiefer in den Alpen die Baumgrenze bildete und sich schon damals unter den dortigen Verhältnissen zur Legföhre umbildete. Aber auch die Buche könnte schon als tertiärer Gebirgsbewohner in den Alpen oder anderwärts, spätestens aber bei ihrer postglazialen Rückwanderung aus ihren eiszeitlichen Refugien in höhere Lagen, den Charakter der Legbuche dort angenommen haben. Ein mindestens ebensolches Alter wie dem Typus der Legföhre kommt wohl auch jenem der sibirischen Legzirbe zu, die sich sehr früh schon von der sibirischen Baumzirbe in Wuchs- und Zapfenform sowie in regionaler Hinsicht — bei hoher formationsbildender Kraft — abgegrenzt hat, während die alpine Legzirbe einen wohl sehr jungen Typus darstellt, der es noch nicht zu ausgesprochener Beständebildung und schärferer Arealabgrenzung gebracht hat. Übrigens ist ja — nach allgemeiner Annahme — unsere Alpenzirbe (die von der sibirischen Baumzirbe abstammt) ebenso wie unsere Fichte (der sibirischen *Picea obovata* nahestehend), unsere Lärche (der sibirischen Lärche verwandt) und die Grünerle (die wohl in Beziehung zur nordrussischen und asiatischen *Alnus fruticosa* zu setzen ist) erst Ende des Tertiärs von Nordosten her in den Alpen eingewandert, wo sie, bzw. Zirbe und Grünerle, in der Hochlage Krummholzhabitus annahmen, in welcher Hinsicht die Bergkiefer vor ihnen bereits einen nicht zu unterschätzenden Vorsprung hatte! Die Dauer der Bewirkung spielt zwar keine besondere Rolle dort, wo die Entstehung von Krummholzformen in erster Linie auf Mutation, wohl aber dort, wo sie in erster Linie auf direkte Anpassung an Außenfaktoren zurückgeführt wird; wobei allerdings wieder eine durch mehrere Generationen währende Einwirkung möglicherweise auch durch eine solche ersetzt werden

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kann, die sich nur auf eine Generation von sehr langer Lebensdauer erstreckt. Die Frage, inwieweit die Vererbung speziell von Krummholzformen an Mutation oder direkte Anpassung gebunden ist, erscheint mir derzeit noch nicht spruchreif. Denn viele Forscher stehen heute bereits auf dem Standpunkt, daß sowohl im Wege der Mutation wie auch der direkten Anpassung (längere Dauer der Einwirkung vorausgesetzt) erworbene Eigentümlichkeiten vererbt werden können, so daß auch entsprechenden Kulturversuchen (mit Samen) keineswegs eindeutige Beweiskraft innezuwohnen braucht. Bei der Legföhre und der sibirischen Legzirbe ist die Wuchsform sicher erblich verankert (eine Ausnahme bildet die erwähnte legföhrenartige Standortsform der Bergkiefer in den Westalpen!) und wird auch unter veränderten Bedingungen beibehalten. Von *Juniperus nana* gibt es nach Schroeter neben der gewöhnlichen induzierten, nicht erblichen noch eine zweite, angeborene, erbliche Form, da Beißner aus Samen von *J. nana* wieder eine Zwergform erhielt. Ob mit Samen der Grünerle der Hochlage oder mit solchen der Legbuche oder der alpinen Legzirbe bisher Kulturversuche in niederen Lagen und mit welchem Ergebnisse ausgeführt wurden, ist mir nicht bekannt. Mit der Anatomie der (geneigten) Achsen der Krummholzgewächse gedenke ich mich später an anderer Stelle — im Rahmen der Exzentrizität, bzw. Heterotrophie geneigter Achsen von Holzgewächsen im allgemeinen — noch näher zu beschäftigen und hoffe damit, ebenso wie mit vorstehenden Ausführungen, immerhin einen bescheidenen Beitrag zu erweitertem Überblick und vertieftem Einblick — den Krummholztypus und das Krummholzproblem betreffend — geliefert zu haben!

Nachschrift.

Während der Drucklegung dieser Arbeit ging mir ein Schreiben Prof. Dr. v. Faber's aus München zu, in welchem mir derselbe über meine Anfrage mitteilte, daß auf p. 1420, bzw. Fig. 561 (Schimper-Faber, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage) tatsächlich ein Versehen unterlaufen sei und es — nach Angabe der japanischen Botaniker vom botanischen Garten in Tokio, von denen diese Aufnahme stammt — richtig heißen muß: Japanische Kriechföhre *(Pinus pumila)!*